

TABLE RONDE : "PHYLOGENETIC PROBLEMS CONCERNING MAJOR GROUPS OF FISH"

Copenhagen, 27 août 1994

suite au Symposium International

**TREIZIÈME MEETING DE LA WILLI HENNIG SOCIETY
"BIODIVERSITY AND PHYLOGENY"**

Copenhagen, 23-26 août 1994

par

Guillaume LECOINTRE (1)

Niels Bonde a organisé une table ronde sur "les problèmes phylogénétiques des grands groupes de Poissons" le 27 août 1994, juste après le treizième meeting de la Willi Hennig Society. Cette table ronde, qui a eu lieu près de l'aquarium de Copenhagen, a rassemblé N. Bonde, C. Duffin, P. Forey, B. Gardiner, D. Goujet, P. Lambers, G. Lecointre, G. Nelson, C. Patterson, H.P. Schultze, B. Stahl et T. Vorre-Grontved.

P. Forey a fait un résumé des relations de parenté entre "Agnathes" fossiles et actuels, reprenant notamment le contenu de l'article de 1993 dans *Nature*, co-signé avec P. Janvier. L'énigme de la position phylogénétique des Thélodontes a été évoquée: sont-ils le groupe-frère des Chondrichthyens (improbable en raison de leurs écailles) ou le groupe-frère de tous les autres Craniates? Aucune réponse claire n'est disponible pour le moment. D. Goujet a résumé les problèmes phylogénétiques encore posés par les Placodermes, notamment leur position au sein des Gnathostomes. Concernant les relations entre Placodermes, Chondrichthyens et Ostéichthyens, chacun des trois arbres possibles est soutenu par des caractères discutés par D. Goujet. L'hypothèse la plus vraisemblable s'avère être celle des Placodermes comme groupe-frère de l'ensemble Chondrichthyens + Osteichthyens, fondée notamment sur la position du muscle oculaire dorsal. B. Stahl a montré de nouveaux fossiles d'Holocéphales, puis a signalé la grande difficulté d'insérer ceux-ci dans la classification existante, en particulier pour ceux dont on n'a que des dents. C. Duffin a parlé de la position phylogénétique d'un nouveau genre d'Elasmobranches, *Xulagrodon*, du Toarcien d'Holzmaden. Ce genre est le groupe-frère des Batoïdes (ceux-ci incluant les Torpedinoïdes, Pristoides, Rajoïdes, Rhinobatoïdes et Myliobatoïdes). Le "requin" dont le fossile a été décrit avait un rostre plat comme actuellement le requin-scie. T. Vorre-Grontved, étudiant de N. Bonde, a donné un exposé qui a plongé l'auditoire dans la perplexité. En effet, remarquant que la majorité des phylogénies moléculaires traitant de la position phylogénétique des Dipneustes utilisaient des Actinoptérygiens comme groupe-

(1) Laboratoire d'Ichtyologie et service commun de Systématique moléculaire (GDR 10 05), Muséum national d'Histoire naturelle, 43 rue Cuvier, 75231 Paris cedex 05, FRANCE.

extérieur (donc en absence de Chondrichthyens), il extrait des séquences de divers gènes des banques et reprend une analyse phylogénétique (Hennig86) incorporant des "Agnathes" comme groupe extérieur et, lorsque c'est possible, des Chondrichthyens. L'auteur résume ses résultats ainsi: le Coelacanth est le groupe-frère des Tétrapodes et les Dipneustes le groupe-frère des Chondrichthyens. L'arbre obtenu au sein des Gnathostomes est: ((Tétrapodes, Coelacanth), ((Dipneustes, Chondrichthyens), Actinoptérygiens)). La façon dont les résultats ont été résumés à partir de différentes bases de données de séquences est loin d'être claire. L'auditoire s'est amusé de revoir surgir des hypothèses de Jarvik, en totale contradiction avec les résultats de tous. P. Forey a passé en revue toutes les théories sur la position phylogénétique du Coelacanth, aussi bien morphologiques (incluant ou non les fossiles) que moléculaires. Actuellement, les caractères moléculaires (importantes bases de données incluant les gènes 12S, alpha et beta hémoglobines, cytochrome b, d'une part, 12S, tRNA val, 16S et cytochrome b, d'autre part) favorisent l'hypothèse (Actinoptérygiens (Coelacanth (Dipneustes, Tétrapodes))). Il a également présenté un arbre consensus de 12 arbres équiparcimonieux des relations entre 25 genres d'Actinistiens fondé sur 56 caractères ostéologiques, et dans lequel seulement 2 noeuds sont inclus dans une multifurcation, ce qui représente une belle résolution. H.P. Schultze a passé en revue toutes les hypothèses de parenté entre Sarcoptérygiens actuels et fossiles, puis a recodé les caractères de chacune des études présentées (Rosen *et al.*, 1981; Panchen et Smithson, 1987; Forey *et al.*, 1991; Chang, 1991; Schultze, 1991; Ahlberg, 1991). Il obtient un arbre différent de celui de l'auteur initial dans chaque cas. Le plus intéressant est qu'ensuite, il présente ses travaux les plus récents, incluant tous les caractères des études précédentes (216 au total) dans une même matrice. Le résultat de cette sorte de "total evidence" est l'arbre suivant à 306 pas: les Sarcoptérygiens sont constitués de deux groupes-frères dont le premier est ((*Diabolepis*, Dipnoi) Actinistia). Le second est le groupe des "Rhipidistia" au sens de Schultze (1991, 1994): (Porolepiformes (Osteolepiformes (Panderichthyida, Tetrapoda))). Sur la même base de données, les topologies de Schultze (1991) et de Ahlberg (1991) coûtent 1 pas de plus, celle de Forey *et al.* (1991) 16 pas de plus, celle de Rosen *et al.* (1981), 22 et celle de Chang (1991), 27. Les positions relatives des Actinistiens, des Dipneustes et des Tétrapodes sont ici en désaccord avec le consensus qui semblait s'être établi lors de l'intervention de P. Forey. B. Gardiner a rediscuté la phylogénie des Néoptérygiens, dont les problèmes concernaient plus la position des taxa fossiles que la position relative des actuels (Lepisosteidae, *Amia*, Teleostei), qui reste la même. Cette intervention a suscité de vives et amicales discussions entre B. Gardiner et C. Patterson sur les caractères de la mâchoire de ces organismes. P. Lambers a passé en revue tous les genres connus d'Actinoptérygiens non-téléostéens fossiles et actuels, et les genres fossiles de la base du cladogramme des Téléostéens. Il a présenté ensuite les apomorphies d'un certain nombre de groupes monophylétiques d'Halécostomes (Macrosemiidae, Pycnodontiformes, Parasemionotidae, Ophiopsidae, Caturidae, Pachycormiformes). N. Bonde nous a présenté *Laellichthys ancestralis*, un nouvel Ostéoglossomorphe du Portugal, puis ses incertitudes quant à la phylogénie des Ostéoglossomorphes, incluant les fossiles. Reprenant un travail récent de Patterson, il montre que la position des Pantodontidae et celle des Mormyridae est loin d'être claire au sein de ce groupe. G. Nelson a principalement parlé de la base de données de séquences d'ARN ribosomique 28S de Lê *et al.* (1993). Celle-ci concerne la phylogénie des Gnathostomes, avec un échantillonnage taxinomique plus important au sein des Actinoptérygiens. Utilisant ces séquences et le programme de parcimonie Hennig86, il a montré qu'en faisant varier les groupes extérieurs, aucun des noeuds profonds intra-téléostéens n'était stable. Il retrouvait cependant les espèces-soeurs (noeuds subterminaux).

Sa conclusion fut que la vitesse d'évolution des gènes utilisés pour cette phylogénie était impropre à la résolution des noeuds profonds. En fait, l'instabilité de ceux-ci était déjà visible par les faibles valeurs de bootstrap de l'arbre de Lê *et al* (1993): parmi les noeuds internes, seuls les Chondrichthyens, les Néoptérygiens et le clade (Otophyses + Clupéinés) sont robustes. Notons pour la suite que G. Nelson, au sein des multiples arbres issus de ses traitements, retrouve majoritairement ce dernier clade. G. Lecointre, en partant de la phylogénie moléculaire de Lê *et al.* (1993), a critiqué la notion d'Eutéléostéens de Rosen puis a proposé 4 synapomorphies morphologiques définissant le nouveau clade (Clupéomorphes + Ostariophyses). Ce dernier est bien soutenu par les données issues des séquences d'ARNr 28S et n'est contradictoire qu'avec le concept très peu argumenté d'"Eutéléostéens" de Rosen (1985). C. Patterson a présenté les résultats de son équipe, qui a séquencé l'ARNr 18S d'une vingtaine d'Actinoptérygiens. Les séquences traitées avec Hennig86 montrent un noeud (*Chanos + Clupea*) très fortement soutenu, traduisant dans ce contexte d'échantillonnage la parenté Clupéomorphes + Ostariophyses (*sensu lato*: Rosen et Greenwood, 1970; Fink et Fink, 1981). Les séquences des ARN 18S et 28S plaident donc pour cette nouvelle parenté au sein des Téléostéens, et les caractères morphologiques la soutenant sont plus fiables que l'unique caractère qui leur était contradictoire et qui définissait les Eutéléostéens de Rosen (1985) (présence d'une nageoire adipeuse). Enfin, C. Patterson a fait un résumé de la phylogénie actuelle des Téléostéens en comparant son degré de résolution avec l'importance numérique des groupes. Brièvement dit, la partie résolue du cladogramme des Téléostéens concerne 8115 espèces, tandis qu'on ne sait encore rien (ou si peu!) des grandes lignes de la phylogénie des 12500 espèces restantes, les Acanthomorphes (le "bush at the top" de Nelson, 1989). On commence seulement à "débroussailler" les parentés de grands ensembles au sein de ce groupe qui concerne 70% des familles de Téléostéens (voir Johnson, 1993; Johnson et Patterson, 1993). La phylogénie des Acanthomorphes (comprenant notamment la définition des "Percomorphes", des "Perciformes", des "Percoides", etc.) reste l'un des grands objectifs de l'Ichtyologie systématique des décennies à venir.

RÉFÉRENCES

- FINK S.V. & W.L. FINK, 1981. - Interrelationships of the ostariophysan fishes (Teleostei). *Zool. J. Linn. Soc.*, 72(4): 297-353.
- FOREY P.L. & P. JANVIER, 1993. - Agnathans and the origin of Vertebrates. *Nature*, 361: 129-134.
- JOHNSON G.D., 1993. - Percomorph phylogeny: progress and problems. *Bull. Mar. Sci.*, 52(1): 3-28.
- JOHNSON G.D. & C. PATTERSON, 1993. - Percomorph phylogeny: a survey of acanthomorphs and a new proposal. *Bull. Mar. Sci.*, 52(1): 554-626.
- LE H.L.V., LECOINTRE G. & R. PERASSO, 1993. - A 28S rRNA-based phylogeny of the Gnathostomes: first steps in the analysis of conflict and congruence with morphologically based cladograms. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 2(1): 31-51.
- NELSON G.J., 1989. - Phylogeny of major fish groups. In: *Molecules and Morphology in phylogenetic Analysis* (Fernholm B., Bremer K. & H. Jörmvall, eds). The Hierarchy of Life. Int. Congress series 824. Excerpta Medica. Amsterdam, New-York, Oxford.
- PANCHEN A.L. & T.R. SMITHSON, 1987. - Character diagnosis, fossils and the origin of tetrapods. *Biol. Rev.*, 62: 341-438.
- ROSEN D.E., 1985. - An essay on euteleostean classification. *Am. Mus. Novit.*, 2827: 1-57.
- ROSEN D.E. & P.H. GREENWOOD, 1970. - Origin of the weberian apparatus and the relationships of the ostariophysan and gonorynchiform fishes. *Am. Mus. Novit.*, 2428: 1-25.

- ROSEN D.E., FOREY P.L., GARDINER B.G. & C. PATTERSON, 1981. - Lungfishes, tetrapods, paleontology, and plesiomorphy. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 167: 163-275.
- SCHULTZE H.P. & L. TRUEB (eds), 1991. - Origins of the higher groups of tetrapods. Controversy and consensus. Comstock Publishing Associates. Ithaca and London.

Reçu le 18.11.1994.

Accepté pour publication le 23.11.1994.